

УДК 517.928 + 517.929

## Исправления и дополнения к статье «Поправка к периоду решения уравнения, моделирующего динамику мембранного потенциала нейрона»

Дунаева О.А., Мячин М.Л.

*Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова*

*e-mail: Ltwood@gmail.com*

*получена 12 сентября 2009*

**Ключевые слова:** биологический нейрон, дифференциальное уравнение с запаздыванием, асимптотические методы

Представлен исправленный вариант формулировки и доказательства теоремы из статьи «Поправка к периоду решения уравнения, моделирующего динамику мембранного потенциала нейрона», в которой была получена оценка первого порядка точности для периода решения уравнения с запаздыванием, моделирующего биологический нейрон.

В работе [1] получена оценка периода решения уравнения с запаздыванием, моделирующего биологический нейрон. Эта оценка имеет первый порядок точности по величине, обратной к значению большого параметра. Изложенная в [1] техника вычисления периода имеет большое методическое значение, поскольку она может быть использована для решения многих задач, связанных с получением оценок продолжительности нейронных процессов. К сожалению, в работе [1] были допущены некоторые неточности. Поэтому мы считаем необходимым представить здесь исправленный вариант формулировки и доказательства теоремы, который существенно облегчит использование представленной в [1] техники.

**Теорема 1.** Пусть дважды непрерывно дифференцируемые положительные функции  $f_{Na}(u)$  и  $f_K(u)$  монотонно убывают и при  $u \rightarrow \infty$  стремятся к нулю быстрее, чем  $O(u^{-1})$ , т.е. найдется такое  $\varepsilon > 0$ , что при  $u \rightarrow \infty$  выполнены следующие соотношения:

$$f_{Na}(u) = O(u^{-1-\varepsilon}), \quad f_K(u) = O(u^{-1-\varepsilon}). \quad (1)$$

Пусть также выполнены соотношения

$$f'_{Na}(0) = f'_K(0) = 0, \quad (2)$$

$$\alpha = f_K(0) - f_{Na}(0) - 1 > 0. \quad (3)$$

Тогда для периода  $T$  решения  $u(t)$  уравнения

$$\dot{u}(t) = \lambda [f_K(u(t-1)) - f_{Na}(u(t)) - 1] u(t) \quad (4)$$

с начальной функцией  $\varphi \in S'$ , где

$$S' = \{ \varphi \in C[-1, 0] : \lambda^{-1} \exp(2\lambda\alpha s) \leq \varphi(s) \leq \lambda^{-1} \exp(\lambda\alpha s/2) \}, \quad (5)$$

при  $\lambda \rightarrow +\infty$  справедливо асимптотическое представление

$$\begin{aligned} T &= T_2 + \Delta T + o(\lambda^{-1}), \\ T_2 &= 2 + \alpha_1 + \alpha_2/\alpha, \\ \Delta T &= \frac{1}{\lambda} \int_0^\infty \left[ \frac{f_K(u) - \alpha_1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} + \frac{1}{\alpha} \cdot \frac{\alpha - f_K(u)}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u}, \end{aligned} \quad (6)$$

где

$$\alpha_1 = f_K(0) - 1, \quad (7)$$

$$\alpha_2 = f_{Na}(0) + 1. \quad (8)$$

Доказательство теоремы 1 основывается на следующем утверждении, сформулированном в [2].

**Теорема 2.** Если начальная функция  $\varphi(s)$  выбирается из множества  $S'$ , определенного формулой (5), а гладкие положительные монотонно убывающие функции  $f_{Na}(u)$  и  $f_K(u)$  стремятся к нулю при  $u \rightarrow \infty$ , то для решения  $u(t)$  уравнения (4) при  $\lambda \rightarrow \infty$  имеют место следующие асимптотические равенства:

$$u(t) = \begin{cases} \exp[\lambda\alpha_1(t - t_1 + o(1))], & t \in [t_1, t_2], \\ \exp[-\lambda(t - t_3 - \alpha_1 + o(1))], & t \in [t_3, t_4], \\ \exp[-\lambda\alpha_2(t - t_5 + o(1))], & t \in [t_5, t_6], \\ \exp[\lambda\alpha(t - t_7 - \alpha_2/\alpha + o(1))], & t \in [t_7, t_8], \end{cases}$$

где

$$\begin{aligned} t_1 &= o(1), & t_2 &= 1, \\ t_3 &= t_2 + o(1), & t_4 &= t_3 + \alpha_1, \\ t_5 &= t_4 + o(1), & t_6 &= t_5 + 1, \\ t_7 &= t_6 + o(1), & t_8 &= t_7 + \alpha_2/\alpha, \end{aligned}$$

а величины  $\alpha$ ,  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  определены формулами (3), (7) и (8). Символом  $o(1)$  обозначены слагаемые, стремящиеся при  $\lambda \rightarrow \infty$  к нулю равномерно относительно выбора начальной функции  $\varphi \in S'$ .

Описанное в теореме 2 асимптотическое поведение решения  $u(t)$  уравнения (4) может быть проиллюстрировано рисунком 1.

Доказательству теоремы предположим ряд простых и полезных лемм (их доказательства тривиальны).

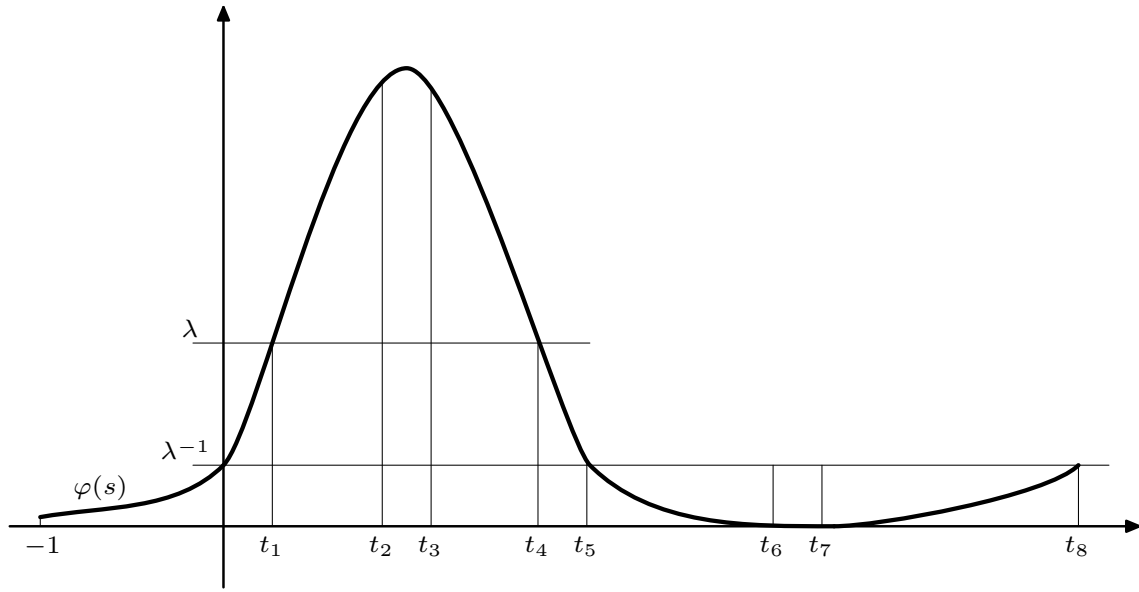


Рис. 1. Схематический график решения уравнения нейрона

**Лемма 1.** Если в начальной задаче вида

$$\dot{u} = \lambda r u, \quad u(0) = u_0$$

при  $\lambda \rightarrow \infty$  числовой параметр  $r$  известен с точностью  $o(\lambda^{-\beta})$  при некотором  $\beta > 0$ , а начальное значение  $u_0 > 0$  известно с относительной точностью  $o(\lambda^{-\gamma})$  при некотором  $\gamma > 0$ , то момент времени, в который решение достигает заданного уровня определяется с точностью порядка  $o(\lambda^{-q})$ , где  $q = \min\{\beta, \gamma + 1\}$ .

**Лемма 2.** Если в начальной задаче вида

$$\dot{u} = \lambda r u, \quad u(0) = u_0$$

при  $\lambda \rightarrow \infty$  числовой параметр  $r$  известен с точностью  $o(\lambda^{-\beta})$  при некотором  $\beta > 0$ , то значение решения в фиксированный момент времени  $t = O(1)$  определяется с относительной точностью порядка  $o(\lambda^{-\beta+1})$ .

Отметим, что говоря о точности  $o(\lambda^{-m})$  задания некоторого параметра  $x$ , мы имеем в виду, что вместо точного значения  $\bar{x}$  для этого параметра используется асимптотическая оценка  $\tilde{x}$ , для которой справедливо равенство  $\tilde{x} = \bar{x} + o(\lambda^{-m})$ . Аналогично, говоря об относительной точности  $o(\lambda^{-m})$  задания некоторого параметра  $x$ , мы имеем в виду использование асимптотической оценки  $\tilde{x}$ , для которой справедливо равенство  $\tilde{x} = \bar{x}[1 + o(\lambda^{-m})]$ .

Введем оператор

$$L[u](t) = f_K(u(t-1)) - f_{Na}(u(t)) - 1 \quad (9)$$

и перепишем уравнение (4) следующим образом:

$$\dot{u} = \lambda L[u]u. \quad (10)$$

Из лемм 1 и 2 непосредственно следует вывод относительно необходимой точности для каждого шага построения асимптотики. Для получения оценки периода с погрешностью порядка  $o(\lambda^{-1})$  длины всех временных интервалов также должны вычисляться с погрешностью порядка  $o(\lambda^{-1})$ . Для тех временных интервалов, окончание которых связано с достижением решением некоторого заданного значения, а начальное значение задано точно, требование к точности определяется леммой 1. Полагая формально  $\gamma = \infty$ , получаем, что значения оператора  $L[u]$  должны быть определены с точностью не хуже  $o(\lambda^{-1})$ . Часть интервалов имеют фиксированную известную длину, и неточность задания значений оператора  $L[u]$  на этих интервалах приводит к погрешности в определении значения решения на конце интервала, которая описывается леммой 2. Такая погрешность, в свою очередь, приводит к погрешности в определении длительности следующего интервала, которая снова описывается леммой 1. В результате для такой пары интервалов для вычисления суммарной длительности с погрешностью порядка  $o(\lambda^{-1})$  требуется на каждом интервале задавать значения оператора  $L[u]$  с точностью не хуже  $o(\lambda^{-1})$ . Таким образом, для получения оценки периода с погрешностью порядка  $o(\lambda^{-1})$  значения оператора  $L[u]$  на каждом шаге должны быть определены с точностью не хуже  $o(\lambda^{-1})$ .

**Лемма 3.** Если  $f(x)$  и  $g(x)$  — непрерывные функции, причем  $f(x) \geq 0$  и  $g(x) \geq \delta > 0$ , то

$$\int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \frac{f(x)}{g(x) + o(\lambda^{-\beta})} \frac{dx}{x} = \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \frac{f(x)}{g(x)} \frac{dx}{x} + o(\lambda^{-\beta} \ln \lambda).$$

**Лемма 4.** Пусть при каждом  $\lambda > 0$  определена непрерывно дифференцируемая функция  $f_{\lambda}(u)$ , причем  $f_{\lambda}(0) = 0$  и при  $\lambda \rightarrow \infty$  выполнено асимптотическое равенство  $f_{\lambda}(u) = o(\lambda^{-1})$ . Тогда при  $\lambda \rightarrow \infty$  справедлива оценка

$$\int_0^{\lambda^{-1}} f_{\lambda}(u) u^{-1} du = o(\lambda^{-1}).$$

**Лемма 5.** Если для непрерывной функции  $f(u) > 0$  при некотором  $\varepsilon > 0$  выполнено равенство  $f(u) = O(u^{-1-\varepsilon})$ , то при  $\lambda \rightarrow \infty$  справедлива оценка

$$\int_{\lambda}^{\infty} f(u) u^{-1} du = o(\lambda^{-1}).$$

### Доказательство теоремы 1.

При доказательстве мы будем пользоваться стандартным методом шагов, разбивая период решения на подынтервалы  $[t_j, t_{j+1}]$ , где  $j = 0, \dots, 7$  (здесь  $t_0 = 0$ ). Значения границ  $t_j$  интервалов в нулевом приближении (т.е. с точностью  $o(1)$ ) определены теоремой 2. Отметим, что в процессе доказательства мы уточним значение каждой границы  $t_j$ , не вводя новых обозначений для получаемых более точных оценок<sup>1</sup>. Доказательство разбивается на этапы, каждый из которых соответствует одному интервалу  $[t_j, t_{j+1}]$ .

<sup>1</sup>Используемые нами обозначения границ интервалов отличаются от обозначений из [1]. Границам  $t_1$ ,  $t_2$  и  $t_3$  из [1] в наших обозначениях соответствуют границы  $t_1$ ,  $t_4$  и  $t_5$  соответственно.

1. Рассмотрим интервал  $t_0 \leq t \leq t_1$ , где  $t_0 = 0$  и  $t_1 = o(1)$ . Поскольку на этом интервале выполнено неравенство  $-1 \leq t - 1 \leq 0$ , то уравнение (4) может быть переписано следующим образом:

$$\dot{u} = \lambda[f_K(\varphi(t-1)) - f_{Na}(u) - 1]u.$$

Кроме того, выполнено неравенство  $\varphi(t-1) \leq \lambda^{-1}$ , поэтому с учетом равенства  $f'_K(0) = 0$  для функции  $f_K(\varphi(t-1))$  имеет место следующее разложение в ряд Тэйлора:

$$f_K(\varphi(t-1)) = f_K(0) + o(\varphi(t-1)) = f_K(0) + o(\lambda^{-1}).$$

Пренебрегая слагаемыми порядка  $o(\lambda^{-1})$ , получаем уравнение

$$\dot{u} = \lambda[\alpha_1 - f_{Na}(u)]u.$$

В силу того, что  $u(0) = \lambda^{-1}$  и  $u(t_1) = \lambda$ , из этого уравнения следует равенство

$$t_1 = \lambda^{-1} \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u}.$$

Отметим, что  $\alpha_1 - f_{Na}(0) = \alpha$ , поэтому из монотонности функции  $f_{Na}(u)$  и из неравенства (3) следует неравенство  $f_{Na}(u) \leq f_{Na}(0) < \alpha_1$ , гарантирующее положительность знаменателя в последней формуле. Локализуем особенности и выделим сингулярную составляющую каждого интеграла:

$$t_1 = \lambda^{-1} \left\{ \frac{\ln \lambda}{\alpha} + \int_{\lambda^{-1}}^1 \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha} \right] \frac{du}{u} \right\} + \\ + \lambda^{-1} \left\{ \frac{\ln \lambda}{\alpha_1} + \int_1^{\lambda} \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_1} \right] \frac{du}{u} \right\}.$$

Для полученных интегралов можно выписать следующие асимптотические формулы:

$$\int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha} \right] \frac{du}{u} = \frac{1}{\alpha} \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{f_{Na}(u) - f_{Na}(0)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}), \\ \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_1} \right] \frac{du}{u} = \frac{1}{\alpha_1} \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{f_{Na}(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}).$$

Отметим, что для знаменателя справедлива оценка  $\alpha_1 - f_{Na}(u) = \alpha - [f_{Na}(u) - f_{Na}(0)] = \alpha + o(\lambda^{-1})$ . Первое асимптотическое равенство непосредственно следует из леммы 4, если заметить, что  $f_{Na}(u) - f_{Na}(0) = o(\lambda^{-1})$ . Второе асимптотическое равенство непосредственно следует из оценки (1) и леммы 5. Таким образом, оба интеграла в правой части выражения для  $t_1$  сходятся при  $\lambda \rightarrow \infty$ . Для дальнейших выкладок окажется удобной следующая форма записи этого выражения:

$$t_1 = \frac{\ln \lambda}{\lambda} (\alpha^{-1} + \alpha_1^{-1}) + \lambda^{-1} \int_0^1 \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha} \right] \frac{du}{u} + \\ + \lambda^{-1} \int_1^{\infty} \left[ \frac{1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_1} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

**2.** Рассмотрим теперь следующий интервал  $t_1 \leq t \leq t_2$ , где  $t_2 = 1$ . На этом интервале по-прежнему выполнены неравенства  $-1 \leq t - 1 \leq 0$  и  $\varphi(t - 1) \leq \lambda^{-1}$ , поэтому уравнение (4) имеет такой же вид, как и на первом шаге:

$$\dot{u} = \lambda [\alpha_1 - f_{\text{Na}}(u)] u.$$

Кроме того, на данном интервале выполнено неравенство  $u(t) \geq \lambda$ , поэтому для функции  $f_{\text{Na}}(u)$  из (1) следует оценка  $f_{\text{Na}}(u) = o(\lambda^{-1})$ , позволяющая еще сильнее упростить уравнение:

$$\dot{u} = \lambda \alpha_1 u, \quad u(t_1) = \lambda.$$

Решение этого уравнения имеет вид  $u(t) = \lambda \exp[\lambda \alpha_1 (t - t_1)]$  и принимает в точке  $t_2$  значение

$$u(t_2) = \lambda \exp[\lambda \alpha_1 (1 - t_1)].$$

**3.** Рассмотрим интервал  $t_2 \leq t \leq t_3$ , где  $t_3 = 1 + t_1$ . На нем  $u(t) > \lambda$  и в силу оценки (1) справедлива оценка  $f_{\text{Na}}(u) = o(\lambda^{-1})$ . Пренебрегая этим слагаемым в (4), получаем уравнение

$$\dot{u} = \lambda [f_{\text{K}}(u(t - 1)) - 1] u.$$

Его решение имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} u(t) &= u(t_2) \exp \left[ \lambda \int_{t_2}^t f_{\text{K}}(u(s - 1)) ds - \lambda(t - t_2) \right] = \\ &= \lambda \exp \left[ \lambda \int_1^t f_{\text{K}}(u(s - 1)) ds - \lambda(t - 1) + \lambda \alpha_1 (1 - t_1) \right]. \end{aligned}$$

В момент времени  $t_3$  решение принимает значение

$$u(t_3) = \lambda \exp \left[ \lambda \int_1^{1+t_1} f_{\text{K}}(u(s - 1)) ds - \lambda t_1 + \lambda \alpha_1 (1 - t_1) \right].$$

Преобразуем входящий в формулу интеграл:

$$\begin{aligned} I &= \lambda \int_1^{1+t_1} f_{\text{K}}(u(s - 1)) ds = \lambda \int_0^{t_1} f_{\text{K}}(u(s)) ds = \\ &= \lambda \int_0^{t_1} \frac{f_{\text{K}}(u(s))}{\lambda [f_{\text{K}}(u(s - 1)) - f_{\text{Na}}(u(s)) - 1] u} \dot{u}(s) ds. \end{aligned}$$

Из неравенства  $0 \leq s \leq t_1 = o(1)$  следует, что в знаменателе дроби  $f_{\text{K}}(u(s - 1)) = f_{\text{K}}(\varphi(s - 1))$ , а из этого же неравенства и оценок (5) следует, что  $f_{\text{K}}(\varphi(s - 1)) = f_{\text{K}}(0) + o(\lambda^{-1-\delta})$  при некотором  $\delta > 0$ . Замечая дополнительно, что  $u(0) = \lambda^{-1}$ , а  $u(t_1) = \lambda$ , получаем

$$I = \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \frac{f_{\text{K}}(u)}{[\alpha_1 - f_{\text{Na}}(u)] + o(\lambda^{-1-\delta})} \frac{du}{u}.$$

Применяя лемму 3, убеждаемся, что отбрасывая в знаменателе слагаемое  $o(\lambda^{-1-\delta})$ , мы получим ошибку порядка  $o(\lambda^{-1-\delta} \ln \lambda) = o(\lambda^{-1})$ :

$$I = \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

Как и на первом шаге, положительность знаменателя следует из равенства  $\alpha_1 - f_{Na}(0) = \alpha$ , монотонности функции  $f_{Na}(u)$  и неравенства (3). Выделим в интеграле сингулярную составляющую:

$$I = \frac{f_K(0)}{\alpha} \ln \lambda + \int_{\lambda^{-1}}^1 \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha} \right] \frac{du}{u} + \int_1^{\lambda} \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u}.$$

Для полученных интегралов можно выписать следующие асимптотические формулы:

$$\begin{aligned} \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha} \right] \frac{du}{u} &= \\ &= \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{\alpha f_K(u) - (\alpha_1 - f_{Na}(u)) f_K(0)}{\alpha(\alpha_1 - f_{Na}(u))} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}), \\ \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} &= o(\lambda^{-1}). \end{aligned}$$

Отметим, что для знаменателя справедлива оценка  $\alpha_1 - f_{Na}(u) = \alpha - [f_{Na}(u) - f_{Na}(0)] = \alpha + o(\lambda^{-1})$ . Первое асимптотическое равенство непосредственно следует из леммы 4, если заметить, что

$$\alpha f_K(u) - (\alpha_1 - f_{Na}(u)) f_K(0) = \alpha[f_K(u) - f_K(0)] + f_K(0)[f_{Na}(u) - f_{Na}(0)] = o(\lambda^{-1}).$$

Второе асимптотическое равенство непосредственно следует из оценки (1) и леммы 5. В результате получаем следующую оценку:

$$I = \frac{f_K(0)}{\alpha} \ln \lambda + \int_0^1 \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha} \right] \frac{du}{u} + \int_1^{\infty} \left[ \frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

Окончательно получаем:

$$u(t_3) = \lambda \exp[I - \lambda t_1 + \lambda \alpha_1(1 - t_1)].$$

**4.** Пусть теперь  $t_3 \leq t \leq t_4$ , причем  $u(t_4) = \lambda$ . На этом интервале выполнены неравенства  $u(t) \geq \lambda$  и  $u(t-1) \geq \lambda$ , поэтому  $f_{Na}(u(t)) = o(\lambda^{-1})$  и  $f_K(u(t-1)) = o(\lambda^{-1})$  в силу оценок (1). Пренебрегая в (4) величинами  $o(1)$ , получаем следующее уравнение:

$$\dot{u} = -\lambda u,$$

Его решение имеет следующий вид:

$$u(t) = u(t_3) \exp[-\lambda(t - t_3)] = \lambda \exp[-\lambda(t - 1) + I + \lambda \alpha_1(1 - t_1)].$$

Момент времени  $t_4$  легко находится из условия  $u(t_4) = \lambda$ :

$$t_4 = 1 + \lambda^{-1}I + \alpha_1(1 - t_1).$$

**5.** На интервале  $t_4 \leq t \leq t_5$  выполнено неравенство  $u(t - 1) \geq \lambda$ , поэтому функция  $f_K(u(t - 1)) = o(\lambda^{-1})$ . Пренебрегая этим слагаемым, приходим к уравнению

$$\dot{u} = -\lambda[f_{Na}(u) + 1]u.$$

Действуя, как на первом шаге, и учитывая, что  $u(t_4) = \lambda$  и  $u(t_5) = \lambda^{-1}$ , получим следующее интегральное представление:

$$t_5 - t_4 = \lambda^{-1} \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u},$$

Действуя, как и на первом шаге, выделим в интеграле сингулярную составляющую:

$$\begin{aligned} t_5 - t_4 = \frac{\ln \lambda}{\lambda \alpha_2} + \lambda^{-1} \int_{\lambda^{-1}}^1 \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \\ + \frac{\ln \lambda}{\lambda} + \lambda^{-1} \int_1^{\lambda} \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - 1 \right] \frac{du}{u}. \end{aligned}$$

Для полученных интегралов можно выписать следующие асимптотические формулы:

$$\begin{aligned} \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} &= \frac{1}{\alpha_2} \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{f_{Na}(0) - f_{Na}(u)}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}), \\ \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - 1 \right] \frac{du}{u} &= \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{-f_{Na}(u)}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}). \end{aligned}$$

Отметим, что для знаменателя справедлива оценка  $1 + f_{Na}(u) = [1 + f_{Na}(0)] + o(\lambda^{-1}) = \alpha_2 + o(\lambda^{-1})$ . Первое асимптотическое равенство непосредственно следует из леммы 4, если заметить, что  $f_{Na}(u) - f_{Na}(0) = o(\lambda^{-1})$ . Второе асимптотическое равенство непосредственно следует из оценки (1) и леммы 5. В результате получаем следующую оценку:

$$\begin{aligned} J = \frac{\ln \lambda}{\lambda \alpha_2} + \lambda^{-1} \int_0^1 \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \\ + \frac{\ln \lambda}{\lambda} + \lambda^{-1} \int_1^{\infty} \left[ \frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - 1 \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}). \end{aligned}$$

Окончательно для момента времени  $t_5$  получаем следующее выражение:

$$t_5 = t_4 + J = 1 + \lambda^{-1}I + \alpha_1(1 - t_1) + J.$$

**6.** Рассмотрим интервал времени  $t_5 \leq t \leq t_6$ , где  $t_6 = t_4 + 1$ . Поскольку  $u(t - 1) \geq \lambda$ , то имеет место оценка  $f_K(u(t - 1)) = o(\lambda^{-1})$ . Кроме того, выполнено неравенство



$u(t) \leq \lambda^{-1}$ , поэтому с учетом равенства  $f'_{\text{Na}}(0) = 0$  разложение функции  $f_{\text{Na}}(u)$  в ряд Тэйлора в окрестности нуля имеет вид  $f_{\text{Na}}(u) = f_{\text{Na}}(0) + o(\lambda^{-1})$ . Уравнение (4) приобретает вид:

$$\dot{u} = -\lambda\alpha_2 u, \quad u(t_5) = \lambda^{-1}.$$

Решение этого уравнения имеет вид  $u(t) = \lambda^{-1} \exp[-\lambda\alpha_2(t-t_5)]$  и принимает в точке  $t_6$  значение

$$u(t_6) = \lambda^{-1} \exp[-\lambda\alpha_2(t_6 - t_5)] = \lambda^{-1} \exp[-\lambda\alpha_2(1 - J)].$$

**7.** Рассмотрим интервал времени  $t_6 \leq t \leq t_7$ , где  $t_7 = t_5 + 1$ . На этом интервале величина  $u(t)$  экспоненциально мала по  $\lambda$ , следовательно,  $u(t) = o(\lambda^{-1})$  и  $f_{\text{Na}}(u) = f_{\text{Na}}(0) + O(u) = f_{\text{Na}}(0) + o(\lambda^{-1})$ . Отбрасывая в (4) малые слагаемые, получаем уравнение

$$\dot{u} = \lambda[f_K(u(t-1)) - \alpha_2]u.$$

Это уравнение аналогично уравнению, проанализированному на третьем шаге. Получаем

$$\begin{aligned} u(t_7) &= u(t_6) \exp \left[ \lambda \int_{t_6}^{t_7} f_K(u(s-1)) ds - \lambda\alpha_2(t_7 - t_6) \right] = \\ &= \lambda^{-1} \exp \left[ \lambda \int_{t_4+1}^{t_5+1} f_K(u(s-1)) ds - \lambda\alpha_2 \right]. \end{aligned}$$

Преобразуем входящий в формулу интеграл:

$$\begin{aligned} K &= \lambda \int_{t_4+1}^{t_5+1} f_K(u(s-1)) ds = \lambda \int_{t_4}^{t_5} f_K(u(s)) ds = \\ &= \lambda \int_{t_4}^{t_5} \frac{f_K(u(s))}{\lambda[f_K(u(s-1)) - f_{\text{Na}}(u(s)) - 1]u} \dot{u}(s) ds. \end{aligned}$$

Поскольку для  $s \in [t_4, t_5]$  выполнено неравенство  $u(s-1) \geq \lambda$ , то имеет место оценка  $f_K(u(s-1)) = O(\lambda^{-1-\varepsilon}) = o(\lambda^{-1-\varepsilon/2})$ . Замечая дополнительно, что  $u(t_4) = \lambda$ , а  $u(t_5) = \lambda^{-1}$ , получаем:

$$K = \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \frac{f_K(u)}{[1 + f_{\text{Na}}(u)] + o(\lambda^{-1-\varepsilon/2})} \frac{du}{u}.$$

Применяя лемму 3, убеждаемся, что, отбрасывая в знаменателе слагаемое  $o(\lambda^{-1-\varepsilon/2})$ , мы получим ошибку порядка  $o(\lambda^{-1-\varepsilon/2} \ln \lambda) = o(\lambda^{-1})$ :

$$K = \int_{\lambda^{-1}}^{\lambda} \left[ \frac{f_K(u)}{1 + f_{\text{Na}}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

Действуя, как и на первом шаге, выделим в интеграле сингулярную составляющую:

$$K = \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \ln \lambda + \int_{\lambda^{-1}}^1 \left[ \frac{f_K(u)}{1 + f_{\text{Na}}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \int_1^{\lambda} \left[ \frac{f_K(u)}{1 + f_{\text{Na}}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

Для полученных интегралов можно выписать следующие асимптотические формулы:

$$\begin{aligned} \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{f_K(u)}{1+f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} &= \\ &= \int_0^{\lambda^{-1}} \left[ \frac{\alpha_2 f_K(u) - (1+f_{Na}(u))f_K(0)}{\alpha_2(1+f_{Na}(u))} \right] \frac{du}{u} = o(\lambda^{-1}), \\ \int_{\lambda}^{\infty} \left[ \frac{f_K(u)}{1+f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} &= o(\lambda^{-1}). \end{aligned}$$

Отметим, что для знаменателя справедлива оценка  $1+f_{Na}(u) = [1+f_{Na}(0)] + o(\lambda^{-1}) = \alpha_2 + o(\lambda^{-1})$ . Первое асимптотическое равенство непосредственно следует из леммы 4, если заметить, что

$$\alpha_2 f_K(u) - (1+f_{Na}(u))f_K(0) = \alpha_2[f_K(u) - f_K(0)] - f_K(0)[f_{Na}(u) - f_{Na}(0)] = o(\lambda^{-1}).$$

Второе асимптотическое равенство непосредственно следует из оценки (1) и леммы 5. В результате получаем следующую оценку:

$$K = \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \ln \lambda + \int_0^1 \left[ \frac{f_K(u)}{1+f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \int_1^{\infty} \left[ \frac{f_K(u)}{1+f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

В итоге выражение для величины  $u(t_7)$  приобретает вид:

$$u(t_7) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda\alpha_2].$$

**8.** Рассмотрим интервал времени  $t_7 \leq t \leq t_8$ , где  $u(t_8) = \lambda^{-1}$ . На этом интервале  $u(t) < \lambda^{-1}$  и  $u(t-1) < \lambda^{-1}$ , поэтому с учетом равенства  $f'_K(0) = f'_{Na}(0) = 0$  разложение функций  $f_K(u)$  и  $f_{Na}(u)$  в ряд Тэйлора в окрестности нуля имеет следующий вид:

$$f_{Na}(u) = f_{Na}(0) + o(\lambda^{-1}), \quad f_K(u) = f_K(0) + o(\lambda^{-1}).$$

Соответственно, уравнение (4) приобретает вид:

$$\dot{u} = \lambda\alpha u.$$

Его решение имеет следующий вид:

$$u(t) = u(t_7) \exp[\lambda\alpha(t - t_7)] = \lambda^{-1} \exp[\lambda\alpha(t - t_7) + K - \lambda\alpha_2].$$

Из условия  $u(t_8) = \lambda^{-1}$  получаем

$$\lambda\alpha(t_8 - t_7) + K - \lambda\alpha_2 = 0.$$

Таким образом, выполнено равенство:

$$t_8 = t_7 + \frac{\alpha_2}{\alpha} - \frac{K}{\lambda\alpha}.$$

С учетом полученного на шаге 5 выражения для  $t_5$  получаем окончательное выражение для периода  $T$  решения:

$$\begin{aligned} T = t_8 &= 2 + \alpha_1 + \frac{\alpha_2}{\alpha} + \lambda^{-1}I - \alpha_1 t_1 + J - (\lambda\alpha)^{-1}K = \\ &= T_2 + \lambda^{-1}I - \alpha_1 t_1 + J - (\lambda\alpha)^{-1}K. \end{aligned}$$

Таким образом, слагаемые, не зависящие от  $\lambda$ , дают в сумме величину  $T_2$  из формулы (6). Подставляя в последнюю формулу найденные выше выражения для величин  $I$ ,  $t_1$ ,  $J$ , и  $K$  и приводя подобные слагаемые при  $\ln \lambda/\lambda$ , убеждаемся, что их сумма равна нулю:

$$\begin{aligned} \frac{\ln \lambda}{\lambda} \left[ \frac{f_K(0)}{\alpha} - \frac{\alpha_1}{\alpha} + \frac{1}{\alpha_2} - \frac{f_K(0)}{\alpha\alpha_2} \right] = \\ = \frac{\ln \lambda}{\lambda} \left[ \frac{f_K(0) - \alpha_1}{\alpha} + \frac{\alpha - f_K(0)}{\alpha\alpha_2} \right] = \frac{\ln \lambda}{\lambda} \left[ \frac{1}{\alpha} - \frac{f_{Na}(0) + 1}{\alpha\alpha_2} \right] = 0. \end{aligned}$$

Здесь последовательно использованы равенства  $\alpha_1 = f_K(0) - 1$  и  $\alpha_2 = f_{Na}(0) + 1$ . После приведения подобных слагаемых в сумме интегралов непосредственно получаем для поправки  $\Delta T$  формулу (6). Теорема доказана.

Отметим, что в работе [1] была получена оценка периода решения, имеющая порядок точности  $o(\lambda^{-n})$  при произвольном целом  $n \geq 1$ . Тем не менее, для получения порядка точности  $o(\lambda^{-n})$  необходимо специальным образом выбирать множество начальных функций  $S'$ , которое в этом случае оказывается зависящим от  $n$ . Поэтому с практической точки зрения оценка из [1] не имеет преимуществ по сравнению с оценкой из теоремы 1. Приведенное выше доказательство тривиально переносится на случай использованного в работе [1] множества начальных функций  $S_\lambda$ .

Существенное отличие теоремы 1 от теоремы, сформулированной в работе [1], заключается во введении новых условий (2). Без введения этих условий на шагах 2, 6 и 8 доказательства не удастся получить требуемую точность задания оператора  $L[u]$ . Также без введения условий (2) не удастся получить необходимую точность оценки величин  $t_1$  и  $J$ .

## Список литературы

1. Майоров В.В., Мячин М.Л., Парамонов И.В. Поправка к периоду решения уравнения, моделирующего динамику мембранного потенциала нейрона // Моделирование и анализ информационных систем. 2008. Т. 15, № 2. С. 61 – 66.
2. Кащенко С.А., Майоров В.В. Модели волновой памяти. М.: Книжный дом «ЛИБ-РОКОМ», 2009. 288 с.

## **Errata And Adendum For The Article “A Correction For Period Of Oscillation In The Model Of Spiking Neuron”**

Dunaeva O.A., Machin M.L.

**Keywords:** biological neuron, differential-difference equation, asymptotical methods

In this paper we present a corrected version of the theorem from the article “A Correction For Period Of Oscillation In The Model Of Spiking Neuron”, in which a new first-order estimation for the oscillation period in the difference-differential model of the spiking neuron was obtained.

### **Сведения об авторах:**

**Дунаева Ольга Александровна,**

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,  
аспирант;

**Мячин Михаил Леонидович,**

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,  
старший преподаватель,

научный руководитель лаборатории цифровой обработки сигналов и изображений.